El tipo mutante «pink-wing» de *Drosophila melanogaster*.—Un problema de localización

(CON UN RESUMEN EN INGLÉS)

POR

CALVIN B. BRIDGES
«California Institute of Technology», Pasadena.

En los trabajos genéticos sobre la mosca de la levadura, *Drosophila melanogaster*, el tipo mutante «pink-wing» (encarnado-ala) ha dado origen a mucha confusión. Se dió este nombre compuesto porque se trataba de dos efectos distintos: uno sobre el color de los ojos, haciéndolo encarnado débil, y otro en las alas, haciéndolas cortas, truncadas o encogidas. Estos dos efectos se presentaban invariablemente unidos en las castas rotuladas con aquella denominación, y se admitía que ambos se debían al mismo gene. Las tentativas para determinar el *locus* de este gene en los mapas de los cromosomas dieron resultados discordantes. Un grupo de experimentos señaló un *locus* situado a unas 13 unidades a la derecha de «Star» (Estrella) (Bridges, 1921). Un segundo grupo de experimentos indicó un *locus* hacia 64, es decir, 62 unidades a la derecha de «Star» o, aun más correctamente, a unas 8 unidades a la izquierda de «Lobe» (Lóbulo) (Morgan, Bridges y Sturtevant, 1925). Esta discrepancia se atribuyó a la presencia de un modificador del intercambio («crossing-over modifier») en la casta que dió el valor más bajo con «Star». Heribert-Nilsson (1928) utilizó esta y otras variaciones consignadas en los mapas sucesivos, para poner en duda la validez del método general empleado. Una tercera hipótesis — que ha sido tenida seriamente en consideración sólo durante la preparación de esta nota sobre las pruebas contradictorias sobre «pink-wing» — es que se han tomado por una misma mutación dos mutaciones diferentes, con caracteres notablemente semejantes, pero cuyos *locus* distan de «Star» unas 13 y unas 62 unidades, respectivamente. Uno de estos mutantes (a 13 $\pm$) desapareció por completo de

nuestros cultivos; el otro (a 64 $\pm$) se perdió también, pero está representado en nuestras castas por dos alelomorfos: «light» (claro) y «light²» (claro²) (1). Con estos alelomorfos—especialmente con «light»—se ha hecho una determinación más exacta de la localización del señalado hacia 64; y se ha visto que esta localización en 64 es errónea, existiendo serias dudas sobre la validez de los datos en que se basó aquella localización específica. El trabajo del Dr. Zulueta, que se publica a continuación de éste, da cuenta de los últimos y más exactos resultados de esta investigación, y señala 55,0 como *locus* actualmente asignado. En el presente estudio nos ocuparemos de los primitivos trabajos sobre «pink-wing» y del descubrimiento e investigación preliminar de los alelomorfos «light» y «light²».

En tres ocasiones se han encontrado recesivos del segundo cromosoma, que implican efectos paralelos sobre el color de los ojos y sobre las alas. Los dos primeros, encontrados por Lancefield y por Sturtevant, representan indudablemente un mismo mutante; el tercero, encontrado por Bridges, difiere de los otros en respectos que hasta aquí se tuvieron como despreciables o debidos a circunstancias modificadoras, pero que ahora parecen de importancia. Actualmente la opinión más probable es que el tercer mutante era un imitador o *mimo* del encontrado antes dos veces. Había habido numerosos ejemplos de caracteres que se parecían muchísimo, aunque dependían de genes no alelomorfos; pero la naturaleza, muy especializada, de los efectos en las castas mutantes «pink-wing», impedía tomar seriamente en cuenta, para ellos, esta hipótesis de la imitación o *mimetismo*.

«PINKOID»

El primer caso en que aparecieron asociados color de ojos encarnado débil y alas anormales fué hallado por D. E. Lancefield (1918). La F_3 de un cruzamiento que comprendió los tres caracteres ligados al sexo: «eosin» (eosina), «miniature» (miniatura) y Bar (Barra), dió dos colores nuevos de ojos (hallados en 18-III-1918). Uno de ellos fué «scarlet» (escarlata), color de ojos recesivo localizado en el tercer cro-

(1) El número volado indica un alelomorfo; así, «light²» significa el segundo alelomorfo de «light».

mosoma. El otro mutante fué denominado «pinkoid» (encarnadoide) porque el color de sus ojos se parecía muchísimo al de la primitiva mutación «pink»; pero se vió que «pinkoid» no tenía en la herencia relación con «pink», y que su *locus* no estaba en el tercer cromosoma, sino en el segundo. Los individuos «pinkoid» tenían además el interesante carácter de que las alas estaban sumamente influídas; fueron descritas como típicamente parecidas a las de la casta «inflated» (hinchadas), que es un recesivo ligado al sexo. Cuando los ojos eran «pinkoid» las alas invariablemente eran anormales, ya hinchadas como por una gran burbuja, o bien más cortas y arrugadas. Que el color de los ojos y el carácter de las alas fuesen ambos resultado de un solo gene era probable, pues ambos hicieron su primera aparición al mismo tiempo y en los mismos individuos, mientras que todos los esfuerzos subsiguientes para obtener por cruzamientos y selección el color de los ojos separado del efecto en las alas, resultaron frustrados. La casta «pinkoid» tenía poca vitalidad, y murió en 1918 mientras se intentaba encontrar el *locus* de su gene dentro del segundo cromosoma.

Después, el Dr. A. H. Sturtevant volvió a descubrir este mismo carácter al principio del mes de diciembre de 1919, y amablemente ha suministrado los datos para la siguiente exposición de los trabajos inéditos que hizo para localizar el gene. El mutante fué redescubierto en la F_2 de un cruzamiento en el que entraba la casta «scarlet» de Lancefield. Al parecer el mutante había permanecido en la casta durante el tiempo transcurrido—casi dos años—desde que Lancefield había encontrado juntos «scarlet» y «pinkoid». La casta «scarlet» había sido incorporada al depósito general sin purificarla del recesivo «pinkoid». Como Lancefield había perdido «pinkoid», por su poca vitalidad, antes de encontrar el *locus* en el segundo cromosoma, este redescubrimiento ofreció una ocasión para obtener la información que faltaba.

Un cruzamiento atrás («back cross») de «pinkoid» con «Star», en el cultivo 8868, produjo: 73 S, 23 pk, 19 S pk, 56 «wild type» (tipo silvestre). En este cultivo la viabilidad de «pinkoid» fué sólo un cuarto de la de «Star». El porcentaje de recombinación, calculado por todos los individuos, fué de 44 por 100. Esta cantidad de recombinación es la que se tiene que esperar si el *locus* de «pinkoid» estuviese en algún punto por la región a la derecha de «black» (negro).

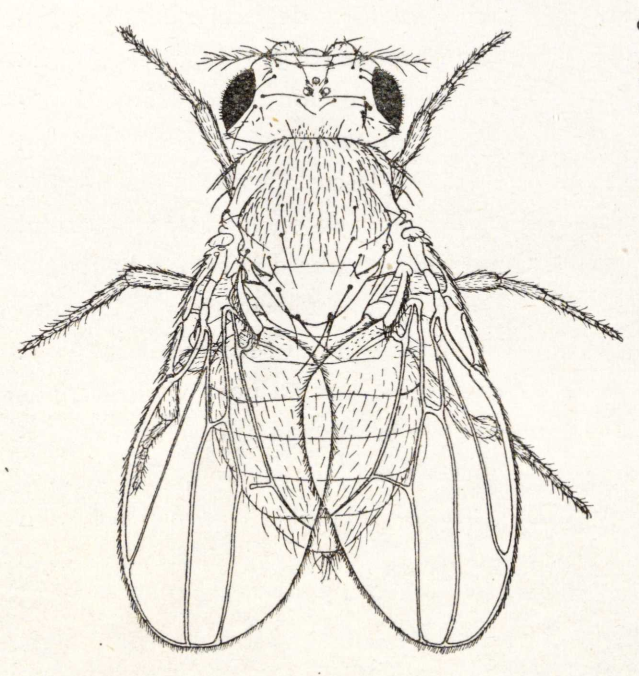
Se preparó una casta «black pinkoid», y se hizo un cruzamiento

atrás de tres puntos con «Star». Tres cultivos dieron los totales siguientes: 191 S, 81 b pk, 54 S b pk, 118 +, 7 S pk, 24 b, 5 S b, 2 pk. Estos resultados mostraron que el *locus* de pk está a la derecha de «black», a 8 unidades aproximadamente.

Cuatro cultivos de un cruzamiento atrás simplemente de «black pinkoid» dieron: 167 b pk, 403 +, 28 b, 5 pk. Hubo una diferencia bastante marcada entre el porcentaje de recombinación calculado por las moscas «pinkoid» (2,9) y el calculado por las no «pinkoid» (9,3). Por principios generales, el porcentaje de recombinación calculado por las moscas cuya viabilidad es más próxima a la normal, es el índice más fidedigno de la cantidad de intercambio («crossig over») que ocurre realmente en un experimento.

«PINK-WING»

El tercer caso de color de ojos «encarnado» asociado con alas alteradas fué encontrado por Bridges el 17 de febrero de 1920. Se encontró un nuevo supresor del intercambio («crossing-over suppressor») para la mitad derecha del cromosoma III (CIIIM, véase Bridges y Morgan, 1923), y se efectuaron experimentos para determinar qué cantidad de intercambio permitía el supresor. Se utilizó la casta «seple», cruzando durante varias generaciones machos de ella con hembras CIIIM. La casta múltiple «seple» fué constituída por Muller, y mantenía los siguientes recesivos del tercer cromosoma: «sepia» (sepia), «spineless» (sin espina), «kidney» (riñón), «sooty» (tiznado) y «rough» (tosco). La mayor parte



de estos cultivos dieron sólo las clases de moscas esperadas. Un cultivo (número 11339) se diferenció de los demás en que una cuarta parte aproximadamente de las moscas presentaron los ojos de color encarnado. Este color se notaba muy fácilmente en la clase más numerosa, que por lo demás era «wild tipe». Era un color como el de una frambuesa roja completamente madura, y muy parecido al primitivo mutante «pink»; se distinguía perfectamente del color de café de «sepia». Ocho moscas que por otra parte eran «seple», presentaban aquel color de ojos en lugar del «sepia». De lo referido resulta seguro que este color encarnado estaba presente en la estirpe «seple», donde había permanecido inadvertido.

Las moscas con los ojos de aquel color encarnado presentaban otras dos particularidades señaladas. En primer lugar, las alas (véase la figura) eran considerablemente más cortas de lo normal y algo romas; tendían a estar algo separadas. En segundo lugar, el color del cuerpo era intermedio entre el del «wild type» y el del conocido mutante «yellow» (amarillo). Este color «straw» (paja) se manifestaba también en las alas que estaban matizadas de amarillo o pardo en vez de ser del color gris claro normal. Las cerdas y pelos eran un poco menores y más delicados.

Como el nuevo color de ojos apareció en machos y hembras, era de presumir que no estuviese ligado al sexo. En el cultivo en que fué descubierto parecía estar distribuído independientemente de los caracteres del tercer cromosoma y, por consiguiente, no estaba probablemente en éste. Se hizo un cruzamiento entre el «pink-wing-straw» (llamado así en atención a sus tres efectos) y «ebony[4]», recesivo del tercer cromosoma. La F_2 (cuadro I) mostró que ninguno de estos

CUADRO I

P_1, *pink-wing* ♂ × *ebony*[4] ♀; F_2, F_1 *wild type* ♀ × F_1 *wild type* ♂.

1920, III-24 *	Wild type	Pink-wing	Ebony[4]	Pink-wing ebony[4]
11.598	202	34	69	11
11.599	188	20	48	7
11.600	157	29	52	16
TOTALES:	547	83	169	34

* Fecha en que los cultivos empezaron a producir moscas.

efectos tenía su *locus* en el tercer cromosoma, pues «ebony» apareció con todos ellos en algunas de las moscas F_2. En F_2 todas las moscas de ojos de color «pink» tuvieron alas alteradas, y todas o casi todas presentaron el color «straw». La viabilidad en «pink-wink-straw» fué sólo la mitad aproximadamente que en las moscas normales, pues mientras que se esperaba que fuesen la tercera parte que las de esta clase, y por consiguiente 182, no hubo realmente más que 83.

Se hizo un cruzamiento entre «pink-wing-straw» y «Star», que es un carácter dominante de ojos pequeños y toscos, con *locus* cerca del extremo izquierdo del segundo cromosoma. Un apareamiento F_1 «Star» ♀ $\times F_1$ «Star» ♂ (cultivo 11613) mostró que el color de cuerpo «straw» se debía a un gene distinto, puesto que algunas veces se separaba de los otros dos. En algunos cultivos de cruzamiento atrás (cuadro 2) «straw» no fué tenido en cuenta y el mutante fué por tanto

CUADRO 2.

P_1, pink-wing ♂ × Star ♀; cruzamiento atrás, F_1 S ♀ × pw ♂.

1920-IV-26	Star	Wild type	Pink-wing	Star pink-wing
11.724	59	10	17	2
11.747	181	43	113	18
11.749	91	12	16	3
11.750	15	2	8	—
TOTALES:	346	67	154	23

designado simplemente como «pink-wing». Los cuatro supuestos cultivos de cruzamiento atrás produjeron 590 moscas; pero es muy problemática la virginidad de la madre en los cultivos 11724 y 11729, que probablemente representan resultados F_2 más bien que cruzamientos atrás. En este caso el cálculo del porcentaje de recombinación «Star pink-wing» debería hacerse sólo por las 177 moscas que presentaban «pink-wing». De éstas, 23 fueron «Star», por lo que el *locus* de pw fué considerado como situado con tosca aproximación a unas 13 unidades a la derecha de «Star» y fué registrado así en los «*current maps*» (Bridges, 1921).

Poco después de registrar el *locus* de «pink-wing» en 13, en estos mapas, se imaginó que las peculiaridades somáticas de «pink-

wing» eran extraordinariamente parecidas, si no idénticas, a las de «pinkoid» en que habían trabajado Lancefield y Sturtevant. Los colores de los ojos no se podían distinguir; las alas de «pink-wing» raras veces eran hinchadas; pero, por otra parte, se había observado gran variabilidad en las alas de la casta «pinkoide», y Sturtevant tuvo castas que eran lo bastante semejantes a «pink-wing» para admitir que la pequeña diferencia fuese debida a algún modificador asociado. La viabilidad de ambos era baja; al parecer, la de «pinkoid» aún más baja que la de «pink-wing»; pero, además, «pinkoid» generalmente era más extremada en la discrepancia entre sus alas y las del «wild tipe», y los extremos en la discrepancia de caracteres somáticos van unidos ordinariamente a efectos paralelos sobre la viabilidad. Además, la viabilidad de ambas era sumamente irregular y fluctuaba mucho en cultivos hermanos, por lo que la pequeña diferencia observada podía no tener importancia. En uno y otro caso los efectos asociados se debían probablemente a un gene y eran tan característicos y tan distintos de lo ordinario, que realmente no surgió duda acerca de su admitida identidad. Ambos eran recesivos y ambos mutaciones del cromosoma segundo. Cuando se notó la discrepancia entre la localización de «pink-wing», a unos 13, y la de «pinkoid», a unos 56,5, estaba al alcance de la mano una explicación que parecía satisfactoria. Se conocían modificadores del intercambio, y se creía que las características del denominado CIIL por Sturtevant (1919) eran tales que, si estuviese presente en la casta «pink-wing», produciría casi la diferencia observada en las localizaciones. Al estudiar de nuevo el asunto, la hipótesis no satisfizo tan completamente como se había supuesto. CIIL suprimiría prácticamente todo el intercambio a la izquierda de «purple» (purpúreo), y podía aumentar un poco el intercambio inmediatamente a la derecha de «purple»; por lo tanto, se podía esperar que S pw, en presencia de CIIL, diera aproximadamente 1 por 100 de recombinación si normalmente b pw daba 8 por 100 aproximadamente. Ninguna de estas primeras determinaciones se fundaba sobre muchos individuos, y además los datos eran variables en sumo grado. Sin embargo, hoy no parece probable que un valor para S pw tan elevado como 13 ± corresponda de modo realmente satisfactorio al valor para «black pink-wing», que no era superior a 8 ó 9.

Pero entonces la hipótesis de la identidad parecía imponerse de tal modo, que no se planteó la cuestión de comprobar esta hipótesis cruzando las dos castas. Genes mutantes idénticos o alelomorfos tenían que dar una F_1 como los padres, mientras que imitadores o *mimos* no alelomorfos tenían que dar híbridos «wild type».

En vez de estudiarla, la casta «pink-wing-straw» fué desechada, porque el «strow» constituía una complicación que no existía en la casta «pinkoid» y no era fácil eliminarlo. El nombre «pink-wing» fué traspasado a la casta «pinkoid».

Como los datos sobre el *locus* de «pink-wing» no eran abundantes ni exentos de extensa variación, en 1924 un alumno graduado recibió el encargo de determinar de nuevo más exactamente el *locus* con relación a «Lobe²». Se había visto recientemente que el *locus* de «Lobe²» está cerca de 72,0; es decir, 3,5 unidades a la izquierda de «curved» (curvadas). Los resultados presentados por este alumno (cuadro 3) mostraron 12,1 por 100 de recombinación para «black» y «pink-

CUADRO 3.

P_1, black pinkoid × Lobe²; cruzamiento atrás, F_1 L² ♀ × b pk ♂ (Mayo, 1924).

b pk	L²	b L²	pk	b pk L²	+ *	b	pk L²
88	95	12	10	6	7	1	—
100	97	14	12	7	7	1	1
96	101	13	15	8	6	2	1
85	92	12	13	5	7	—	1
105	100	16	14	8	8	2	2
94	106	15	12	9	8	1	1
83	89	15	8	7	5	2	2
116	116	18	11	8	8	2	2
767	796	115	95	58	56	11	10

wing» y 7,1 por 100 de recombinación para «pink-wing» y «Lobe²». La suma de ambas es 19,2, un poco menor que 21,5, que se calculaba como tipo. Esta diferencia, sin embargo, no era mayor que la esperada por la variabilidad usual de los datos de ligamiento. El *locus* de «pink-wing» fué, por consiguiente, interpolado en el mapa entre el *locus* de «black» y el de «Lobe²», a una distancia de «Lobe²»—*locus* el más

* + indica «wild type».

próximo—proporcional a la diferencia entre la distancia del mapa tipo y la distancia efectivamente observada en el experimento arriba expuesto. Así se asignó a «pink-wing» una posición a 8 unidades aproximadamente a la izquierda de «Lobe²», o sea a 64,0 ±, y así se consignó en los mapas publicados en 1925 (Morgan, Bridges y Sturtevant, *Bibliographia Genetica*, vol. II).

Siguiendo la reciente determinación del *locus* de «light» a 55,0 dada por los trabajos posteriores, especialmente por el de Zulueta, parece ahora evidente que aquellos datos eran anómalos. El valor «black» «pink-wing» es demasiado alto—12,1 en lugar de 8 ó 9 encontrado por Sturtevant—, mientras que el valor de «pink-wing» «Lobe²» es demasiado bajo para ser normal. Quizás esto indique que la viabilidad de «pink-wing» fué excelente y que los cultivos del cuadro 3 fueron de gran regularidad, en contraste bastante marcado con los desiguales resultados y la baja viabilidad que se manifiestan en los experimentos de Sturtevant y de Bridges.

Como arriba se indicó, las semejanzas entre «pink-wing» y «pinkoid» habían sido llamativas, y las ligeras diferencias enumeradas no habían, por consiguiente, sido obstáculo para creer que eran una misma cosa, o por lo menos alelomorfos. Pero existía aún otro punto que no había sido suficientemente estimado: la diferencia de orígenes de los dos mutantes. Está claro que «pink-wing» estaba en la casta «seple» desde algún tiempo antes de que su presencia fuese revelada por los repetidos cruzamientos atrás en que se utilizó esta casta. No se sabe que exista relación entre las castas antepasadas de «seple» y las castas antepasadas de «scarlet» y «pinkoid»; es difícil estar completamente seguro sobre este punto; pero, no obstante, las probabilidades están muy en favor de actos separados de mutación para «pink-wing» y para «pinkoid». Existe otro dato que es aún más concluyente que el indicado antes: el hecho de que a «pink-wing» iba asociado otro mutante, «straw», que no acompañaba a «pinkoid». Los experimentos genéticos con «pink-wing strow» demostraron que «strow» estaba muy estrechamente ligado a «pink-wing»: no es probable que el porcentaje de separación fuese mayor de 2 ó 3, y la separación observada fué menos que ésta. El estrecho ligamiento haría difícil el que se produjesen dos castas «pink-wing», una con «strow» y otra sin éste, a menos que estas dos castas tuviesen ori-

gen independientemente en mutaciones separadas. Siendo así, tiene un nuevo apoyo el razonamiento en favor del no alelomorfismo de «pinkwing» y «pinkoid».

«LIGTH»

El mutante de color de ojos «light» (claro) fué descubierto hacia el 8 de abril de 1924, en un experimento para determinar el *locus* de «lethal-22» (letal-22) utilizando «garnet^2» (granate^2), color de ojos ligado al sexo. Algunas de las moscas «garnet^2» se vió que tenían un color de ojos más claro y más amarillo que el característico de «garnet^2». Un macho de estos «"lighter" garnet^2» fué cruzado con una hembra de la casta «Star» sobre «Curly» (Crespas), «Dichaete» (Diqueta) sobre «wild tipe» (S/Cy, D/+). Se criaron dos cultivos F_2 de hembras F_1 Cy fecundadas por machos F_1 SD. En los machos de estos cultivos (14.221 y 14.222) el color de ojos más claro reapareció en individuos «Dichaete» en la mitad de los casos aproximadamente, pero sólo en aquéllos que no eran ni «Star» ni «Curly». Este hecho demostró que el *locus* del modificador de «garnet^2» no estaba en el tercer cromosoma, sino que era un recesivo de segundo cromosoma. El nuevo mutante no era un modificador específico de «garnet^2», pues la mitad de las moscas no Cy no S de la F_2 fueron igualmente no g^2 y, no obstante, estas moscas presentaban un color de ojos que era «light» comparado con el «wild type». En las hembras de la F_2 el caso fué más sencillo, pues el recesivo g^2, ligado al sexo, reapareció sólo en la mitad de los machos; por lo tanto, todas las hembras no S no Cy fueron uniformemente del nuevo color «light».

El nombre «light» se empleó porque el nuevo color de ojos era el más claro de los simples colores de ojos conocidos, exceptuando el «white» (blanco) y algunos alelomorfos del «white». Recién salidas las moscas, el color de los ojos era un encarnado amarillento claro, como el de «peach» (melocotón), pero mucho más claro; a medida que las moscas iban teniendo más tiempo, el color obscurecía muy rápidamente, pero quedaba aún tan claro como el de las moscas típicas «peach».

Para encontrar el *locus* de «light» en el segundo cromosoma se efectuaron dos cruzamientos: uno con« Star Jammed» (Estrella Compri-

midas) y otro con «Lobe²». El primer cruzamiento tenía que dar una determinación preliminar en caso de que el *locus* estuviese en cualquier parte de la mitad izquierda del cromosoma, mientras que L^2 serviría de un modo análogo para la mitad derecha. El resultado del cruzamiento atrás S J / lt (cuadro 4), demostró que el *locus* de «light» está a

CUADRO 4

P_1, *ligth / Cy × Star Jammed / Cy; cruzamiento atrás,* F_1 *SJ* ♀ × *lt* ♂.

1924-VIII-20	S J	lt	S lt	J	S J lt	+	S	J lt
14.305	60	82	41	29	17	23	8	1
14.306	86	84	28	34	16	19	5	3
14.307	72	101	47	47	12	13	7	2
TOTALES:	218	267	116	110	45	55	20	6

unas 15 unidades la derecha de «Jammed». El cruzamiento atrás lt/L^2 (cuadro 5) mostró sólo 1,4 por 100 de recombinación. Entre estos resultados existía disconformidad, pues si el *locus* de «light» estuviese

CUADRO 5

P_1, *light / Cy × Lobe² / Cy; cruzamiento atrás,* F_1 L^2 ♀ × *lt* ♂.

1924-VIII-20	Light	Lobe²	Light Lobe²	Wild type
14.308	176	172	3	2
14.309	190	229	1	1
14.310	169	182	7	2
TOTALES:	535	583	11	5

sólo a 15 unidades aproximadamente a la derecha de «Jammed», cuyo *locus* está a 39,0, entonces tendría que estar aproximadamente a 18 a la izquierda de «Lobe²», cuyo *locus* está a 72,0.

Esta disconformidad fué notada, pero no se trabajó inmediatamente para resolverla. Sturtevant (septiembre de 1924) encontró que un cruzamiento entre «light» y «black pink wing (pinkoid)», dió moscas con ojos de color encarnado claro.

El alelomorfismo de «light» y «pink-wing (pinkoid)» hizo más fácil de determinar el *locus* de «pink-wing», pues la viabilidad de «light»

es excelente, y la completa ausencia de efecto en el ala permite usarlo con «curved» y con otros mutantes de ala.

Sturtevant formó una casta «light curved» (partiendo de un cruzamiento de «light» con «black purple curved blistered» [negro, púrpura, curvadas, vesiculadas]) y una casta «light Lobe² curved». Con ella efectuó un cruzamiento atrás (cuadro 6), que dió 21,8 como recombi-

CUADRO 6

P_1, light Lobe² curved × wild; cruzamiento atrás, F_1 L² ♀ × lt c ♂ (Sturtevant).

1924-XII	lt L² c	+	lt	L² c	lt L²	c
Tres cultivos...	222	329	53	76	12	13

nación lt L². Este valor era sólo un poco mayor que el esperado por la disconformidad arriba señalada. El *locus* de «light» tendría que estar, por consiguiente, en la proximidad de «purple».

La casta b pw (pinkoid) se perdió durante el transporte de cultivos de Woods Hole a Columbia, en septiembre de 1926. Esta casta era el único representante que subsistía de las castas «pinkoid» y «pink-wing».

«LIGHT» CON CIIR (NOVA SCOTIA)

Al intentar incorporar «light» a numerosas castas en 1927-28, se observó que ocurría menos intercambio del esperado. Esto recordó la disconformidad presentada por el cruzamiento lt/L² de 1924, y sugirió la hipótesis de que la casta «light» contuviese CIIR. El resultado casi normal de SJ/lt, en 1924, evidenciaba que no estaba presente ningún CIIL.

Para examinar más detenidamente el efecto de este supuesto CIIR, se formó una casta «dumpy short black light» (regordeta, cortas, negro, claro). Esta casta, que tenía que llevar el CIIR si el *locus* de CIIR está realmente a la derecha de «light», fué cruzada con «dumpy purple plexus» y se hicieron cinco cultivos de cruzamiento atrás (cuadro 7). Hubo 10,2 por 100 de recombinación para b y pr, lo que es un valor más alto que el ordinario 6,0 por 100, pero que ya era de esperar

fuese mayor, puesto que esto está de acuerdo con la observación general que un C aumenta el intercambio inmediatamente más allá de la fibra del huso de su propia localización. Para toda la rama derecha,

CUADRO 7

F_1 ♀ $\dfrac{dp\quad \mathbf{b}\quad lt\quad C_{IIR}}{dp\quad \mathbf{pr}\quad \mathbf{px}}$ × **b pr** *c* **px** *sp* ♂*.

1928-X-22	b	pr px	b pr px	+	b px	pr	b pr	px
17.311	101	93	6	17	2	2	—	—
17.312	35	46	3	7	4	1	—	—
17.313	65	74	10	17	2	7	—	3
17.314	76	65	5	4	3	2	—	—
17.315	64	60	2	6	2	2	—	—
TOTALES:	341	338	26	51	13	14	—	3

que ordinariamente da más del 40 por 100 de recombinación, sólo se observó 3,8 por 100. Esto demostró la presencia de CIIR.

Un segundo cruzamiento atrás de lt C / b pr c px sp (cuadro 8), dió: 8,7 para la recombinación b pr, 4,6 para pr c, 0,0 para c px y

CUADRO 8

F_1 ♀ $\dfrac{lt\quad C_{IIR}}{\mathbf{b}\quad \mathbf{pr}\quad \mathbf{c}\quad \mathbf{px}\quad \mathbf{sp}}$ × **b pr c px sp** ♂.

1928-X-28	b pr c px sp	+	b	pr c px sp	b pr	c px sp	sp	pr
17.322	103	101	12	16	10	7	—	1
17.324	100	140	10	13	5	4	—	—
17.326	73	81	4	8	4	2	1	—
17.328	67	56	4	4	3	2	—	—
TOTALES:	343	378	30	41	22	15	1	1

0,1 para px sp. Este resultado localizó el intercambio algo mejor que el precedente, y estuvo bien de acuerdo con él en los valores numéricos.

Para determinar si el CIIR era alelomorfo del grupo de factores C

* La negrilla indica los genes de los caracteres que se manifestaron en los cultivos.

«Nova Scotia», encontrado por Sturtevant, o de los factores C «Curly», encontrados por Mrs. Ward (1923), se hicieron dos cruzamientos atrás (cuadros 9 y 10).

En el cruzamiento atrás con los factores C «Curly» (cuadro 9), sólo uno de los siete cultivos produjo algunas recombinaciones. Este único

CUADRO 9

F_1 ♀ $\frac{\textbf{Cy} \quad \text{CIIL Cy} \quad \textbf{L}^{\textbf{c}} \quad \text{CIIR Cy} \quad \textbf{sp}}{\textbf{lt} \quad \text{CIIR N.S.} \quad c}$ × *b* **lt** *c px* **sp** ♂.

1928-XI-24	Cy L^c sp	lt	Cy lt	L^c sp
17.348	206	206	3	6
17.351	119	165	—	—
17.360	114	112	—	—
17.361	131	117	—	—
17.362	123	111	—	—
17.363	129	122	—	—
17.364	132	126	—	—
TOTALES:	954	959	3	6

cultivo produjo 9 recombinaciones y pareció ser en algún respecto de constitución diferente que los otros. La ausencia de intercambio,o el ser éste muy poco, indica que el CIIR de la casta «light» no es alelomorfo del CIIR de las castas Cy.

Los valores, prácticamente normales, 42,0 para lt px y 5,9 para px sp (cuadro 10), demostraron que el CIIR de la casta lt es alelo-

CUADRO 10

F_1 ♀ $\frac{\textbf{lt} \quad \text{CIIR N.S.}}{pr \quad \text{CIIR N.S.} \quad \textbf{px} \quad \textbf{sp}}$ × *b* **lt** *c* **px sp** ♂.

1928-XI-26	lt	px sp	lt px sp	+	lt sp	px	lt px	sp
17.349	69	88	74	65	4	6	7	1
17.350	73	80	48	47	11	4	—	1
TOTALES:	142	168	122	112	15	10	7	2

morfo de CIIR de la primitiva inversión «Nova Scotia»; es decir, que la sección invertida en la rama derecha en el cromosoma CIIR (N. S.),

o es idéntica a la sección invertida en el C de la casta lt, o casi tan igual, que la sinapsis y el intercambio no sufren alteración y se obtienen valores normales.

Los resultados de CIIR (lt) fueron tan semejantes a los de CIIR (N. S.), que no se creyó que valiese la pena de seguir investigando la relación ni de conservar la casta CIIR lt. De acuerdo con esto, se ha preparado (por Zulueta) una casta lt, exenta de CIIR, que ha substituído a la anterior.

«LIGHT²»

El mutante de alas «blistered» (vesiculado) y su alelomorfo más acentuado «blistered²», tienen un ligero efecto de dilución sobre el color de los ojos. El color de los ojos de estos mutantes es más apagado y más achocolatado, muy parecido al de las moscas silvestres muy jóvenes, antes de que el pigmento se haya desarrollado en toda su intensidad, dando por resultado un color rojo ladrillo brillante. La ligera dilución, que es normal para «blistered²», facilitó probablemente el descubrimiento de la ligera mutación de color de ojos «light²» (claro²). Fué ésta encontrada por vez primera (14 de febrero de 1930) en uno de varios cultivos hermanos de bs²/Cy sp. Como todas las moscas bs² de este cultivo mostraban el nuevo color apagado de ojos «maroon-like» (parecido a castaño), mientras que ninguna de las moscas Cy lo presentaba, se conoció que el *locus* del gene estaba en el segundo cromosoma.

Dos cultivos (17.854 y 17.855) de moscas «maroon-like» bs² dieron, respectivamente, 269 y 143 individuos con los caracteres de los padres. Un cultivo (17.856) de moscas no «maroon-like» bs², procedente de uno de los cultivos hermanos bs²/Cy sp, dió 94 individuos bs² y 33 individuos «maroon-like» bs². En la casta de «maroon-like» bs², establecida a partir del cultivo 17.856, se vió que a medida que las moscas se volvían viejas, el nuevo color de ojos se hacía menos fácil de distinguir del ordinario de bs².

Quedó demostrado que el color de ojos «maroon-like» no es alelomorfo de los otros colores de ojos «safranin» (safranina), «purpleoid» (purpuroide), ni tampoco de «brown» (pardo), por las moscas «wild type» que resultan de los cruzamientos con estos tres recesivos.

Se hizo cruzamiento de «maroon-like» bs^2 con «wild», y dos cultivos de cruzamiento atrás (cuadro 11) dieron 44 por 100 de recombinación para «maroon-like» y bs^2. El separar «maroon-like» de

CUADRO 11

P_1, light² blistered² × wild; cruzamiento atrás, F_1 + ♀ × lt² bs² ♂.

1930-III-29	+ ♀	lt² bs² ♀	lt² ♀	bs² ♀	+ ♂	lt² bs² ♂	lt² ♂	bs² ♂
18.086	23	24	18	23	25	21	13	19
18.087	18	23	13	13	25	21	8	16
TOTALES:	41	47	31	36	50	42	21	35

«wild type» fué difícil y algo inseguro, incluso en las hembras; en los machos fué aún más difícil. En ambos sexos, la presencia de bs^2 hacía más fácil la separación. El porcentaje de recombinación (44,0) fué calculado por todas las hembras más los machos que eran «blistered²» (102 recombinaciones en un total de 232 de estos individuos). Por consiguiente, el *locus* de «maroon-like» tenía que estar tan distante hacia la izquierda como el medio del cromosoma.

Se formó una casta de «maroon-like» exenta de bs^2, criando durante varias generaciones, a partir de las recombinaciones «maroon-like» no bs^2 del cultivo 18.087, y pasó a ser casta general (26 de mayo de 1930).

Se hizo un cruzamiento atrás de «maroon-like» con «Bristle Lobe²» (Cerda Lóbulo²) (cuadro 12). Se halló que el *locus* de «maroon-like»

CUADRO 12

P_1, light² × Bristle Lobe²; cruzamiento atrás, F_1 Bl L² ♀ × lt² ♂.

1930-IV-22	Bl L²	lt²	L²	Bl	lt² L²
18.221	79	96	1	3	13
18.222	70	78	—	12	7
TOTALES:	149	174	1	15	20

está ciertamente muy próximo al de «Bristle», que está a 0,2 a la derecha de «purple», o sea a 54,7. Al parecer, una de las moscas no Bl L²

era no «maroon-like», mientras que el resto lo eran. Si esta clasificación es correcta, el *locus* está un poco a la derecha de «Bristle», más bien que a la izquierda.

Los colores de ojos con *locus* en la inmediata vecindad de Bl eran «purple» y «light». Un cruzamiento con «purple» dió 206 «wild-type» (cultivo 18.277); pero el cruzamiento con «light» dió 209 individuos (cultivo 18.276) del mismo grado, aproximadamente, de color que «maroon-like». Se esperaba que si «maroon-like» era alelomorfo de «light», el «compound» (compuesto) sería intermedio; es decir, más claro que «maroon-like». La cuidadosa comparación de los individuos demostró que no era este el caso, sino que el compuesto podía ser incluso un poco más obscuro de «maroon-like».

El hecho que los individuos F_1 no fueron «wild-type», sino por lo menos casi iguales a «maroon-like», se pensó que establecía el alelomorfismo de «light» y «maroon-like» que fué, por consiguiente, designado con el nuevo nombre «light^2».

No se han hecho nuevos experimentos con «light^2»; la determinación del *locus* tenía que ser mucho más fácil de hacer con «light» que con «light^2», y en efecto, así lo ha hecho Zulueta.

(Traducción de A. de Zulueta.)

Summary.

The mutant type «pink wing» has been a source of considerable confusion in Drosophila, as was noted by Heribert-Nilsson (1928). The hyphenated name was given because two distinct effects were involved, one upon the eye color, making it pink-like, and the other upon the wings, making them shortened, truncated, crumpled or inflated. These two effects were invariably associated, and were presumably both due to the same gene. One set of experiments gave a locus at about 13 units to the right of Star, as reported by Bridges (1921). Another set of experiments indicated a locus at 64 (Morgan, Bridges and Sturtevant, 1925), that is, 62 units to the right of Star, or, more correctly, about 8 units to the left of Lobe^2.

This discrepancy was attributed to the presence of a crossing-over modifier, similar to the CIIL(n.s.) of Sturtevant (1919), in the stock

that gave the low value with Star. But a reexamination of the data now suggests that a more probable hypothesis is that two distinct mutations, with remarkably similar characteristics, but with locations distant from Star by about 13 and about 62 units, respectively, have been mistaken for one and the same mutant.

In the first place, the origins of these two «pink-wing» mutants were distinct. The first one, called pinkoid, was found by Doctor D. E. Lancefield (1918) together with scarlet. It was rediscovered in 1919 by Dr. A. H. Sturtevant, in the scarlet stock turned in by Lancefield. Sturtevant found that the locus of this pinkoid was to the right of black by 8 or 9 units. The other mutant, called pink-wing, was found by Bridges in 1920. The source of this mutant was the «seple» stock, not known to be related in any way to the scarlet stock that was the source of pinkoid.

In the second place, the pink-wing mutant was associated with a closely linked but distinct mutant «straw» body color, which was not present with pinkoid. This again argues strongly for separate origins of the two stocks.

Thirdly, the discrepancy in locations is not satisfactorily accounted for by the hypothesis of a CIIL, for that should give a Star pink-wing value of about 1 percent instead of the 13 actually found.

The high similarity in the specialized somatic effects of these two mutants prevented the hypothesis of «mimicry» from being considered seriously in connection with this case, although already other cases were known of characters which resembled each other very closely but were nevertheless dependent upon non-allelomorphic genes.

The stocks pinkoid and pink-wing were not crossed to each other, and since both have been lost from our stock room, a test of this hypothesis is no longer possible.

But the pinkoid mutant is represented in our stocks by two allelomorphs, light, found by Bridges in 1924, and light^2, found by Bridges in 1930. Neither of these allelomorphs has any effect upon the wings. Light is a yellowish-pink eye color, much like peach but lighter in tone, indeed, it is the lightest eye color we have, outside of some white allelomorphs. Light^2 is a «slight» mutation, like purploid or maroon, and not easy to classify.

With light, a redetermination of the locus was started by Sturte-

vant and by Bridges. The work of Sturtevant showed that the locus of light is probably slightly to the right of purple.

The stock used by Bridges gave an aberrant result, which was found to be due to a CIIR. This crossing-over suppressor was tested and found to allow slightly more than the normal amount of crossing over for the black purple interval, which lies just across the spindle fiber from the CIIR. The CIIR allowed about 4 percent of recombination, instead of about 40 percent, for the entire right limb. Most of this was just to the right of purple, i. e., just to the right of the spindle fiber.

A test of the new CIIR against the original CIIR with Curly showed that in the double heterozygote almost no crossing over occurs. Therefore the two CIIR inversions are not identical or allelomorphic.

A test of the new CIIR against the original CIIR of the Nova Scotia stock, showed that the standard amount of crossing over was occurring, hence CIIR (lt) is an allelomorph of, or identical with, the CIIR (N. S.)

The problem of a more precise determination of the locus of light was undertaken by Dr. A. de Zulueta, whose paper follows this.

Trabajos citados.

BRIDGES (C. B.)

1921. Current maps of the location of the mutant genes of *Drosophila melanogaster*. *(Proc. Nac. Acad. Sci.*, t. VII, pp. 127-132.)

BRIDGES (C. B.) and T. H. MORGAN.

1923. The second-chromosome group of mutant characters. *(Carn. Inst., Wash. Pub.*, núm. 278, pp. 123-304.)

HERIBERT-NILSSON (N.)

1928. Sind die Prämissen des Morganismus stichhalting? *(Zeit. f. i. Abst. u. Vererb.*, Supplementband II, pp. 845-856.)

LANCEFIEL (D. E.)

1918. Scarlet, an autosomal eye color identical with sex-linked vermilion. *(Biol. Bull.*, t. XXXV, pp. 207-210.)

MORGAN (T. H.), C. B. BRIDGES and A. H. STURTEVANT.

1925. The genetics of *Drosophila. (Bibl. Gen.*, t. II, pp. 1-262.)

STURTEVANT (A. H.)

1919. Inherited linkage variations in the second chromosome. *(Carn. Inst. Wash. Pub.*, núm. 278, pp. 305-341.)

WARD (L.)

1923. The genetics of Curly wing in *Drosophila*, another case of balanced, lethal factors. *(Genetics*, t. VIII, pp. 276-300.)